

4. Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F.J., Sollins, P. Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K. Jr., Cummins, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 15: 133-302.
5. Harmon, M., Krankina O.N., Sexton J. 2000. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Can. J. For. Res.* 30: 76 – 84.
6. Krankina, O.N., Harmon, M.E. 1995. Dynamics of the dead wood carbon pool in northern-western Russian boreal forests. *Water, Air and Soil Pollution* 82: 227-238.
7. Krasutsky, P.A. 2006. Birch bark research and development. *Natural product reports* 23: 919-942.
8. Mäkinen, H., Hynynen, J., Siitonen, J. Sievänen, R., 2006. Predicting the decomposition of Scots pine, Norway spruce and birch stems in Finland. *Ecol. Appl.* 16, 1865–1879.
9. Næsset, E. 1999. Decomposition rate constants of *Piceaabies* logs in southeastern Norway. *Can. J. For. Res.* 29: 372 – 381.
10. Shorohova E., Ignatyeva, O., Kapitsa E., Kauhanen, H., Kuznetsov, A and Vanha-Majamaa I. 2012. Stump decomposition rates after clear-felling with and without prescribed burning in southern and northern boreal forest in Finland. *For. Ecol. Manage.*, 263: 74-84.
11. Shorohova E., Ignatyeva, O., Kapitsa E., Kauhanen, H., Kuznetsov, A and Vanha-Majamaa I. 2012. Stump decomposition rates after clear-felling with and without prescribed burning in southern and northern boreal forest in Finland. *For. Ecol. Manage.*, 263: 74-84.
12. Yatskov, M., Harmon M., Krankina O. 2003. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. *Can. J. For. Res.* 33: 1211-1226.

ПЛОДОНОШЕНИЕ МАКРОМИЦЕТОВ ПРИ ВНЕСЕНИИ АЗОТНЫХ УДОБРЕНИЙ В БЕРЕЗНЯКЕ РАЗНОТРАВНОМ

Шубин В.И.

Институт леса КарНЦ РАН, forest@krc.karelia.ru

FRUCTIFICATION OF MACROFUNGI AS RELATED TO THE APPLICATION OF NITROGEN FERTILIZERS IN A HERB-RICH BIRCH STAND

Shubin V.I.

The effect of annual (in 1974-1982) application of urea and ammonium nitrate on the fructification of macrofungi was investigated during the 1974-2011 period. Nitrogen application induced the fructification of *Paxillus involutus*, and its dominance reduced the total mushroom yield. Optimal conditions for *P. involutus* fructification were generated by the application of ammonium nitrate, whereas a higher average yield of macrofungi, similar to the yield in the control, was observed where urea was applied.

Влияние удобрений на плодоношение макромицетов интенсивно изучалось в 60–79-х годах XX века в связи с их применением в лесном хозяйстве для увеличения прироста древесины. Почти все исследования проводились в сосняках. Исключение представляет работа С.С. Веремьевой (1988), изучавшей влияние NPK в дозах от 90 до 240 кг/га действующего вещества по каждому виду удобрений в березняках черничных Костромской области. По ее наблюдениям, в год внесения удобрений урожай съедобных грибов снизился в 2–4 раза. При повторном внесении удобрений на второй год усилилось плодоношение *Paxillus involutus*, урожай которого возрастал пропорционально дозам удобрений. Продолжительность наблюдений во всех работах составляла от 2 до 5 лет. Большинство авторов считали свои выводы предварительными и указывали на необходимость проведения длительных и разносторонних исследований.

Наши исследования по влиянию удобрений на плодоношение макромицетов начаты в березняках разнотравных в 1971 г. и продолжались ежегодно до 2011 г. Березняки сформировались в конце 40-х годов XX века на заброшенных сельхозугодьях. Почва – подзол гумусово-железистый супесчаный слабокультуренный, среднеобеспеченная основными элементами питания.

Опытный участок размером 70 x 15 м был разделен на 3 делянки площадью 20 x 15 м с расстоянием между делянками 5 м. Удобрения вносили ежегодно в 1974–1982 гг. в начале июня. Макромицеты собирали регулярно с июня по октябрь, определяя их массу в свежем состоянии.

В урожаях макромицетов по биомассе доминировали эктомикоризные грибы (ЭМГ), доля которых за период наблюдений составила от 88 до 96%. Поэтому при объяснении полученных результатов будут использованы следующие особенности биологии и функционирования ЭМГ в лесных биогеоценозах.

Главной особенностью биологии ЭМГ является получение ими углеводов от древесных растений, это обеспечило им активность во всем корнеобитаемом слое почвы, а также доминирование по биомассе мицелия и карпофоров. При этом ослабилась зависимость образования карпофоров от развития мицелия, основное функциональное значение которого состоит в регулировании скорости разложения опада и иммобилизации азота для его сохранения в лесных биогеоценозах.

Получаемые углеводы ЭМГ в первую очередь расходуют на формирование эктомикориз у древесных растений, затем – мицелия и в последнюю – плодовых тел (Шубин, 2010а). Такая последовательность в использовании углеводов свидетельствует о разных уровнях значения каждого состояния ЭМГ в функционировании лесных биогеоценозов. Можно считать, что формирование карпофоров является показателем дополнительного обеспечения ЭМГ углеводами, но при наличии в почве достаточного количества подвижного азота. Считается, что ЭМГ как биотрофы, при повышенном содержании в почве подвижного азота, воздействуют на растения ростовыми веществами, стимулируя поступление в корни простых углеводов.

Первоочередное значение для плодоношения ЭМГ имеет содержание в почве подвижного азота. При этом ЭМГ существенно различаются по способности использовать подвижных азот. Выявлены ЭМГ нитрофилы, способные быстро реагировать на внесение в почву минерального азота, например *Paxillus involutus*, тогда как для других необходим азот, поступающий при разложении обогащенного азотом опада, например *Lactarius necator*. Совместная деятельность таких видов обеспечивает более полную иммобилизацию подвижного азота. Сезонные колебания урожаев ЭМГ определяются содержанием в почве подвижного азота.

С увеличением глубины по профилю почвы происходит обеднение биоты ЭМГ. Так, распространение наиболее многочисленного по количеству видов рода *Cortinarius* ограничено лесной подстилкой, большинства пластинчатых – гумусовым горизонтом, части пластинчатых и большинства трубчатых – минеральными горизонтами корнеобитаемого слоя почвы. Наиболее глубоко по профилю почвы распространены виды рода *Boletus* (Шубин, 1998). Вертикальное распределение ЭМГ происходит на уровне рода, но бывают исключения. С вертикальной структурой ЭМГ связаны годовые изменения в составе и урожаях биоты из-за различных гидротермических условий по профилю почвы.

Внесение удобрений в 1971–1977 гг. резко снизило плодоношение макромицетов, особенно в варианте с Na.c (табл.). С середины 90-х годов и до конца наблюдений урожаи макромицетов снижались как в контроле, так и в вариантах с N. Это снижение, по нашим наблюдениям, связано с глобальным изменением климата. Вызвано оно участвовавшими возвратами похолоданий в начале лета, засушливой и жаркой погодой во второй половине лета и, особенно, продолжительным беснежным периодом с дождями осенью и в начале зимы. Если по наблюдениям в средней подзоне тайги соотношение высоких (В), средних (С) и низких (Н) урожаев за 1960–1994 гг. выражалось формулой 2В4С4Н, то за 1995–2014 гг. – 1В3С6Н. Главное, уменьшилась биомасса мицелия, особенно в лесной подстилке. Мицелий грибов хорошо переносит высыхание, но не переувлажнение в осенне-зимний период.

Таблица. Влияние мочевины и аммиачной селитры на урожаи макромицетов в березняке разнотравном

Варианты опыта	Урожай в кг/га за периоды								
	1974-1977	1978-1982	1983-1987	1988-1992	1993-1997	1998-2002	2003-2007	2008-2011	1974-2011
Всего макромицетов									
О	483,0	354,0	367,0	454,0	173,0	117,0	184,0	97,0	278,0
Nm	267,0	330,0	449,0	381,0	125,0	76,0	272,0		
Na.c	187,0	297,0	365,0	347,0	205,0	94,0	139,0	90,0	220,0
В том числе эктомикоризных									
О	425,0	319,0	331,0	443,0	172,0	116,0	180,0	97,0	260,0
Nm	227,2	282,4	361,8	367,9	119,2	73,0	239,0		
Na.c	177,7	280,5	329,7	337,2	202,2	93,1	138,0	88,8	209,7

Из них <i>Amanita muscaria</i> (L.:Fr.) Pers.									
O	92,3	49,1	28,1	21,3	5,7	8,6	6,9	1,4	25,6
NМ	41,9	15,8	14,4	10,8	5,7	10,1	15,6		
Na.c	9,9	4,7	28,5	31,1	7,5	1,6	8,2	8,2	12,6
<i>Boletus betulicola</i> (Vassilk) Pilat et Dermek									
O	30,9	31,8	13,3	29,8	6,6	15,6	36,2	17,6	22,6
NМ	3,1	3,0	4,7	31,4	8,4	7,1	9,8		
Na.c	21,7	1,4	2,8	33,5	16,6	8,4	4,6	5,9	11,8
<i>Cortinarius</i> spp.									
O	61,8	23,5	16,4	32,1	29,6	17,5	35,0	39,5	30,9
NМ	9,9	11,9	35,5	15,8	7,4	1,4	13,8		
Na.c	5,8	1,4	28,6	40,9	37,7	4,4	24,8	12,6	20,1
<i>Laccaria laccata</i> (Scop.:Fr.) Berk. et Broome									
O	0,4	0,1	0,3	1,3	0,3	0	0,1	0	0,3
NМ	2,3	1,4	0,3	0,3	0,1	0,04	0,7		
Na.c	2,4	0,04	0,6	1,0	0,2	0	0	0,0	0,5
<i>Lactarius mitissimus</i> (Fr.:Fr.)Fr.									
O	1,6	3,8	13,8	32,6	13,0	14,4	39,6	0,4	15,6
NМ	1,7	16,2	36,2	51,3	23	14	24,5		
Na.c	4,2	17,2	39,3	51,2	34,7	12,4	12,9	19,7	24,6
<i>L. necator</i> (Bull.:Fr.) P. Kast.									
O	0	0	0	0	0	0	0	0	0
NМ	0,7	11,6	10,7	24,6	3,4	3,4	9,3		
Na.c	4,6	6,9	9,3	15,3	4,8	1,8	0,4	1,4	5,7
<i>L. torminosus</i> (Schaeff.:Fr.)Gray									
O	8,9	24,0	80,5	78,8	9,9	4,2	2,7	0,4	27,3
NМ	0,2	2,0	2,1	4,7	2,0	0,3	1,9		
Na.c	1,2	0,02	0,1	0	0,1	0	0,5	0	0,2
<i>L. trivialis</i> (Fr.:Fr.) Fr.									
O	2,9	3,3	1,3	0,04	0	0	0,8	0	1,0
NМ	1,8	0,4	2,2	13,1	1,4	0,6	3,3		
Na.c	2,3	0,9	0,8	13,1	16,0	3,4	7,5	4,4	6,2
<i>Leccinum scabrum</i> (Bull.:Fr.)Gray									
O	5,6	8,1	1,2	18,1	18,4	6,0	15,9	2,6	9,8
NМ	0,7	0	0	8,3	13,3	6,9	5,0		
Na.c	0,1	0	0,5	4,7	7,4	3,7	21,9	5,9	5,7
<i>L. versipelle</i> (Fr.) Snel									
O	4,9	1,8	0	0	2,8	1,1	2	10,1	2,6
NМ	6,1	0	0	0	0,6	0	0,9		
Na.c	5,6	0	0	0	0	0	1,8	2,1	1,0
<i>Paxillus involutus</i> (Batsch.) Fr.									
O	0	2,4	0,04	0,4	0	0,1	0,3	0	0,4
NМ	34,5	113,8	45,1	19,1	3,0	5,3	36,9		
Na.c	69,7	210,9	141,4	54,7	20,8	24,0	14,1	2,6	68,9
<i>Russula claroflava</i> Grove									
O	0	0	0	0	0,3	0,8	4,8	1,2	0,9
NМ	0	0	0	3,7	0	0,3	0,7		
Na.c	0	0	0	7,3	14,9	14,9	16,2	12,1	8,3
<i>Russula virescens</i> (Schaeff.) Fr.									
O	124,3	77,0	89,2	50,9	6,3	2,9	3,1	0	43,1
NМ	74,2	63,1	111,8	77,5	9,3	2,9	55,9		
Na.c	19,7	14,7	13,36	30,64	9,2	3,8	1,9	0,7	11,8
<i>R. xerampelina</i> (Schaeff.) Fr.									
O	33,6	28,5	48,5	107,2	50,4	13,7	7,1	7,0	37,9
NМ	12,2	12,8	40,8	47,8	16,0	3,2	22,5		
Na.c	16,7	12,2	30,4	38,5	14,9	2,1	3,3	5,5	15,7

Примечание: для варианта с внесением мочевины в восьмой колонке указаны средние урожаи за 1974-2002 гг.

Появление *P. involutus* в первый год внесения удобрений при урожаях в варианте с Na.c равном 68, а с Nm – 37 кг/га свидетельствуют о том, что его мицелий и эктомикоризы были распространены в почве, но карпофоры отсутствовали из-за низкого содержания в почве подвижного азота. Особенностью *P. involutus* является его уникальная способность образовываться на глубину до 50 см обильный мицелий (Шубин, 2010б). Урожаи большинства видов ЭМГ на удобренных делянках снизились с начала внесения удобрений. Основное снижение урожаев произошло из-за ослабления плодоношения видов родов *Russula* и *Cortinarius*, *Lactarius torminosus* и *Amanita muscaria*. С ослаблением плодоношения *P. Involutus*, в начале 80-х годов, стали увеличиваться урожаи большинства видов ЭМГ с возвращением в доминанты видов рода *Russula*. Однако увеличение их урожаев было временным и не компенсировало ослабления плодоношения в период доминирования *P. involutus*.

Таким образом, средний урожай ЭМГ за период наблюдений в варианте с Na.c, несмотря на более высокий в нем урожай *P. involutus*, оказался ниже, чем в варианте с Nm. По-видимому, в варианте с N a.c, из-за более обильного развития мицелия и высокого урожая *P. involutus*, образовался дефицит азота и углеводов, ограничившего плодоношение других ЭМГ.

Литература

Веремьева С.С. Влияние минеральных удобрений на урожаи съедобных шляпочных грибов // Лесоведение. 1988, № 2. С. 48–55.

Шубин В.И. Экологические ниши и сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны. I. Экологические ниши / В.И. Шубин // Микология и фитопатология. – 1998. – Т. 32. – Вып. 6. – С. 32–37.

Шубин В.И. Значение симбиоза и содержания в почве азота для плодоношения эктомикоризных грибов. I. Значение симбиоза // Микология и фитопатология. 2010а. Т. 44, вып. 2. С. 130-136.

Шубин В.И. Значение симбиоза и содержания в почве азота для плодоношения эктомикоризных грибов. II. Значение азота // Микология и фитопатология. 2010б. Т. 44, вып. 4. С. 352-358.

SOME MICROMYCETES DETERMINED ON *QUERCUS PUBESCENS* WILLD. IN KÜRE MOUNTAINS NATIONAL PARK FOREST ECOSYSTEMS OF TURKEY Makbule ERDOĞDU, Elşad HÜSEYİN

Ahi Evran University, Arts and Sci. Fac., Department of Biology, 40100 Kırşehir, TURKEY
merdogdu@gmail.com

НЕКОТОРЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ ОТМЕЧЕННЫЕ НА *QUERCUS PUBESCENS* Willd. В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “КЮРЕ ГОРЫ” ТУРЦИИ Макбуле Эрдогду, Эльшад Хусейин

В Турции естественно произрастает 18 видов дуба, среди которых *Quercus pubescens* (дуб пушистый) распространен повсеместно, образует чистые или смешанные леса. В Национальном парке “Кюре Горы” является одним из главных лесообразующих пород. На дубе пушистом отмечено развитие 12 видов микромицетов. Все они представители разных классов сумчатых грибов (Ascomycota).

Quercus L. (oak) is one of the most important woody genera in the northern hemisphere, namely in North America, Europe, and especially in Eastern Asia, where the highest diversity can be found with about 250 species (Özcan, 2007). In Turkey, *Quercus* species have a natural distribution of about 6.5 million ha area including many subspecies, varieties, and natural hybrids (Özcan & Bayçu, 2005). Hedge and Yaltırık (1982), who classified the *Quercus* species existing in Turkey, considered a total number of 18 species, which was a reduction from the previously accepted 35 *Quercus* species. However, nomenclatural and typification problems are still unresolved (Borazan & Babaç, 2003), because widespread hybridisation and introgression have much obscured specific limits (Hedge & Yaltırık, 1982).

Küre Mountains National Park is located within the Kastamonu and Bartın Provinces. Kastamonu Province is situated in the Euro–Siberian phytogeographic region. This region lies to the northern Turkey and constitutes an important National Park. According to the grid square system adopted by Davis (1965–1985), Kastamonu is located in the squares A4. The climate of the province is oceanic. It is rainy during